

LE PHYTOBENTHOS DE LA ZONE EULITTORALE DU LAC DE TOVEL (Trentin, Italie du Nord)*

Antonio DELL'UOMO et Franco PEDROTTI**

RÉSUMÉ. — Le lac de Tovel est situé à 1178 m d'altitude dans la vallée du même nom dans le massif de Brenta (Trentin, Italie du Nord) et il trouve son origine dans un barrage d'ébouillis sur un bassin glaciaire. Son bassin hydrographique est de nature exclusivement calcaire et ses rives sont constituées essentiellement de matériaux d'éboulement, à l'exception d'un bref morceau de la côte sud-orientale où affleure la roche en place (dolomites du Norique). Les eaux du lac ont une réaction constamment basique.

Tout le long de la zone eulittorale du lac de Tovel on a relevé la présence d'une communauté épilithique de type croûteux qui est constituée, en majeure partie, de Cyanophycées filamenteuses intimement associées entre elles : *Schizothrix lacustris*, *Scytonema myochrous*, *Calothrix gypsophila*, *Schizothrix lardacea*, *S. heuflieri*, *S. calcicola*, *Scytonema crustaceum* et *Calothrix parietina*, en ordre décroissant d'abondance. S'y ajoutent des Cyanophycées coloniales moins importantes dans la formation des croûtes et précisément : *Gloeocapsa alpina*, *G. sanguinea*, *Gloeotheca fuscolutea*, *Aphanocapsa elachista* et *Aphanotheca castagnei*. Toutes ces espèces sont pourvues d'une gaine gélatineuse ou d'une gelée et par conséquent en mesure de supporter les périodes de dessèchement causées par les oscillations saisonnières du niveau des eaux.

Dans le bassin sud-occidental du lac on a observé également une communauté d'aspect vraiment filamenteux : elle était constituée par diverses espèces d'*Ulothrix*, surtout *Ulothrix zonata*. En outre, certains enchevêtrements filamenteux, flottant près des rives, ont été trouvés et examinés : des Zygnématales (*Spirogyra inflata*, *Zygnema leiosperrum*, etc.) et des Desmidiées (*Cosmarium binum*, *C. vexatum*, etc.), ainsi que de nombreuses Diatomées, y étaient présentes.

Les taxons qui ont été en tout identifiés dans la zone eulittorale du lac de Tovel sont au nombre de 65.

SUMMARY. — Lake Tovel is situated at 1178 m above sea level in the omonymous valley in the Dolomites of Brenta (Trentino, North Italy) and it originates from a barrage formed by rockfall in a glacial basin. Its hydrographic basin is of an exclusively calcareous nature and its banks are principally constituted by debris, with the exception of a short stretch of the south-east coast, where the bedrock appears. The waters of the lake show a constant basic reaction.

* Accepté le 21 juillet 1982.

** Istituto di Botanica dell'Università, Via Pontoni 5, 62032 Camerino (MC), Italie.

In the eulittoral zone of the lake is present a crustose epilithic community largely made up of filamentous Blue-Green Algae closely associated between them : *Schizothrix lacustris*, *Scytonema myochrous*, *Calothrix gypsophila*, *Schizothrix lardacea*, *S. heufleri*, *S. calcicola*, *Scytonema crustaceum* and *Calothrix parietina*. However, there are also some less important colonial Blue-Green Algae in the crusts, that is : *Gloeocapsa alpina*, *G. sanguinea*, *Gloethece fusco lutes*, *Aphanocapsa elachista* and *Aphanothece castagnei*. All these species are provided with a sheath or mucilaginous envelope that renders them capable of enduring dry periods that accompany seasonal variations of the water level.

A very filamentous epilithic community, found only in the south-west basin of the lake, was constituted by various species of the genus *Ulothrix*, particularly *Ulothrix zonata*. Some small floating filamentous clusters, found in the vicinity of the banks, were also examined; some Zygothryx (*Spirogyra inflata*, *Zygnema leiospermum*, *Cosmarium binum*, *C. vexatum*, etc.), as well as numerous Diatoms, there were in these clusters. Altogether, 65 taxa were identified in the eulittoral zone of the lake.

INTRODUCTION

Le lac de Tovel, dans le Trentin occidental, est connu dans le monde entier à cause du phénomène de l'«eau rouge» qui se produit périodiquement toutes les années au cours des mois d'été; ou mieux qui se produisait, parce que désormais, depuis 1965, le «lac rouge» ne présente plus ce phénomène spectaculaire à cause de quelque altération de l'équilibre naturel délicat qui constituait la condition de sa manifestation.

La couleur rouge du lac de Tovel a été signalée pour la première fois par FRESHFIELD (1875) qui en a attribué la cause au pourrissement de la masse de bois qui se trouve dans ses eaux et est constituée par des troncs de *Larix decidua* et de *Picea abies* jonchant le fond, surtout le long des rives de ce que l'on appelle le bassin du sud-ouest du lac (BALDI, 1941 b; BIONDI, PEDROTTI et TOMASI, 1981). Par la suite, BOLOGNINI (1877) a émis l'hypothèse que le singulier phénomène était produit «ou par *Euglena sanguinea*, ou par *Monas virosa*, et plus probablement par quelque *Oscillatoria*.

En réalité, les études effectuées ultérieurement ont montré que la couleur rouge est due à un Péridinien qui intéresse exclusivement ce lac et précisément au *Glenodinium sanguineum* Marchesoni, dont on parlera également plus loin.

De nombreuses recherches de caractère limnologique ont été effectuées au lac de Tovel; notamment celles de LARGAIOLLI (1930), MERCIAI (1930 et 1935), BALDI (1938, 1939, 1941a et 1941b) et MARCHESONI (1941 et 1959); ces recherches prennent en considération les caractéristiques chimiques, physiques et biologiques du lac en se référant surtout au plancton et au *Glenodinium sanguineum*. MARCHESONI (1959) en particulier explique le mécanisme qui cause le phénomène de l'eau rouge et qui est dû au transport passif de grandes quantités de cellules de *Glenodinium* (3000-4000 par cm³) poussées dans un secteur du lac (le bassin du SO) par la brise qui souffle continuellement de la vallée vers la montagne, du début de la matinée aux premières heures de l'après-midi. Les figures 2 et 3 reproduisent deux illustrations relatives au phénomène de l'eau rouge du lac de Tovel. Il s'agit de deux documents d'un intérêt historique considérable parce qu'ils concernent la dernière année où



Fig. 2. — Bassin sud-occidental du lac de Tovel avec le phénomène de l'eau rouge (août 1964, dernière année où le phénomène s'est réalisé). Le plus souvent le même phénomène était beaucoup plus répandu et plus spectaculaire que dans cette photographie.



Fig. 3. — Détail des rives du lac de Tovel (bassin sud-ouest) montrant le phénomène de l'eau rouge. A gauche on peut observer une bande avec une coloration plus marquée due à un amas de cellules de *Glenodinium sanguineum* poussées par la brise vers la rive (août 1964). On peut aussi noter les grosses pierres qui recouvrent typiquement les rives du lac.

le phénomène s'est réalisé (1964).

Quelques contributions plus récentes (GEROSA, 1961, 1966 et 1970) tendent à identifier la nature chimique des substances qui déterminent le phénomène de l'eau rouge, tandis que les recherches de VITTORI (1969, 1972 et 1973), DODGE (1970), TONOLLI (1973), ARRIGHETTI et SILIGARDI (1977 et 1979), PAGANELLI et al. (1981) et d'autres auteurs ont été entreprises dans le but d'expliquer les causes de la disparition du phénomène en question.

Bien que le lac et la vallée de Tovel aient été insérés depuis 1968, en vertu d'une loi spéciale de la Province autonome de Trente, dans le Parc naturel Brenta-Adamello, rien ou bien peu n'a été jusqu'à présent entrepris pour réduire l'influence excessive de l'homme sur les rives et les alentours immédiats du lac, due à la présence d'hôtels et de nombreuses petites villas utilisées pour le séjour estival. A cet égard, il est significatif que VITTORI (1969 et 1972) ait décelé, à des époques diverses, la présence dans le lac de diverses substances polluantes et précisément de carbures non brûlés et de détergents non biodégradables. Malgré les nombreuses recherches effectuées jusqu'ici, il semble toutefois qu'en ce qui concerne l'absence du phénomène de l'eau rouge dans le lac, on ne peut rester, pour le moment que dans le domaine des hypothèses.

La présente contribution, dédiée à l'étude des peuplements des algues du littoral du lac de Tovel, a pour but d'étendre les recherches à un aspect particulier de la biologie de ce lac qui a été jusqu'ici presque complètement négligé.

LE LAC DE TOVEL

Le lac de Tovel est situé dans la vallée du même nom dans le Massif de Brenta, à 1178 m d'altitude, et fait partie du bassin hydrographique du fleuve Noce. Selon TOMASI (1962) il trouve son origine dans un barrage d'éboulis sur un bassin glaciaire; sa superficie est de 382.000m², son volume de 7.367.000m³; le périmètre du lac mesure 3.480m pour une longueur maximum de 1.000m et une largeur de 750m (fig. 1).

On peut distinguer deux bassins dans le lac de Tovel : celui du sud-ouest, d'un peu plus de 4m de profondeur et celui du nord-est, beaucoup plus grand, qui atteint une profondeur maximum de 39m. Le bassin hydrographique du lac est de nature exclusivement calcaire, d'où la réaction constamment alcaline de ses eaux; les rives sont constituées essentiellement de matériaux d'éboulement, à l'exception d'un bref morceau de la côte sud-orientale où affleure la roche en place (dolomies du Norique).

Selon les indications fournies par BALDI (1941b), les rives du lac sont formées en grande partie de rochers et de pierres, parfois de gravier et de cailloux et seulement en peu d'endroits de limon et de vase; dans le bassin du sud-ouest il y a beaucoup de troncs immergés ou à demi-immersés qui apparaissent aussi dans quelques parties du bassin du nord-est. Cette bande périphérique est suivie vers l'intérieur de vases granulaires où prévalent des détritiques organiques grossiers

et ensuite, au centre du lac, de limon fin de nature surtout minérale, avec un détritux organique intimement englobé.



Fig. 1. — Le Lac de Tovel (d'après BALDI, 1941 b) avec l'indication des points de récolte.

Les eaux du lac de Tovel sont sujettes à des oscillations périodiques de niveau, avec des baisses parfois très sensibles pendant les mois d'automne et d'hiver. Le niveau le plus bas atteint par les eaux, dont on ait connaissance, remonte à mai 1938 au moment où le lac a été divisé dans les deux bassins de SO et de NE, qui demeurèrent séparés par une «barre» émergente (BALDI, 1938).

PAGANELLI et al. (1981) considèrent que le lac, sur la base de ses caractéristiques biologiques et chimiques (chlorophylle totale, biomasse et production de phytoplancton sels nutritifs) peut être considéré de type oligotrophe.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Tout le long du périmètre du lac, le 11 septembre 1974, il a été effectué un échantillonnage destiné surtout à l'étude des peuplements épilithiques de

la zone eulittorale. La zone eulittorale est ici entendue, selon la définition de KANN (1958) comme la bande comprise, en principe, entre la limite supérieure et celle inférieure atteinte par l'eau dans ses oscillations périodiques saisonnières.

Les échantillons, recueillis le plus souvent à intervalles réguliers et d'autres fois de manière moins uniforme, selon les nécessités dictées par la succession des situations biologiques le long des rives, sont au nombre de 32 (fig. 1). La plus grande partie d'entre eux (échantillons 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 13, 16, 19, 21, 22, 29, 30, 31 et 32) se rapportent à des croûtes épilithiques de type spongieux ramassées par grattage sur des pierres et des cailloux situés de la limite supérieure du niveau de l'eau, telle qu'elle se présentait au moment de l'échantillonnage, jusqu'à une profondeur d'environ 80-100 cm. Elles étaient en prépondérance d'une couleur brune, relativement épaisses et étendues, d'une consistance plus ou moins molle, de toute façon jamais coriaces.

Les échantillons 14, 15, 17 et 18, bien qu'ils soient aussi relatifs à des peuplements épilithiques, ont été cependant prélevés sur des gros rochers complètement émergés du golfe nord-oriental du lac, jusqu'à la hauteur d'environ 1 m au-dessus du niveau de l'eau. Il s'agit de croûtes dont la physionomie est très différente des précédentes, puisqu'elles sont plus minces, d'aspect foliacées, de consistance coriace et dont les bords tendent à se détacher du substrat; leur coloration était rouille au-dessus et verdâtre en dessous.

D'autres croûtes ont été détachées de la surface de troncs à demi-immergés situés dans le bassin sud-occidental du lac (échantillons 24 et 27). Dans le même bassin des algues filamenteuses ont été recueillies, de couleur vert brillant, fixées en abondance aux pierres et aux cailloux du fond sur plusieurs mètres au large (échantillons 25 et 26). Elles caractérisent très bien, aussi d'un point de vue physionomique, cette partie des rives du lac et constituent les seules algues épilithiques d'aspect filamenteux qui ont été observées tout le long du littoral. En outre, toujours dans le bassin du SO, il a été recueilli quelques petits flocons filamenteux flottant autour des troncs immergés ou à demi-immergés (échantillons 20, 23, 28).

Sur de nombreux points des rives, il a été observé, enfin, des colonies gélatineuses de couleur verte, fixées ou flottantes, qui possédaient une remarquable ressemblance macroscopique avec les thalles des Tetrasporacées. Les échantillons correspondants (6 et 10), observés au microscope, se sont au contraire révélés comme étant constitués d'un grand nombre d'individus d'*Ophrydium versatile* (Protozoaires Ciliés), immergés dans une masse gélatineuse homogène et contenant dans leur intérieur des chlorelles en symbiose (zoochlorelles) responsables de la coloration verte. Le phénomène n'est pas rare, diverses espèces du genre *Chlorella* (Chlorophyceae, Chlorococcales) pouvant entrer en symbiose avec divers groupes d'animaux aquatiques, comme des Ciliés, des Éponges, des Hydres, etc. (BOURRELLY, 1972).

Il est sûrement important de constater que les rives du lac de Tovel ont été trouvées dans une situation presque identique à celle décrite d'une manière très détaillée par BALDI (1941b). En particulier, cet auteur parle, selon les endroits : d'îlots de *Spirogyres* flottantes près des bords; de rochers immergés incrustés de taches vert pâle et sur lesquels des Chlorophycées, des Cyanophy-

cées et des Diatomées forment un duvet caractéristique, mou et visqueux; de grands peuplements de «Spirogyres» constituant une sorte de pré continu qui s'étend sur une dizaine de mètres au large dans le bassin sud-occidental; de troncs à demi-immergés dont la surface est revêtue d'une épaisse couche de mousses et d'algues, etc. Ces descriptions concordent amplement, d'un point de vue physiologique, avec ce que nous avons aussi observé; on peut toutefois remarquer dès maintenant que le «pré à Spirogyres» du bassin du SO était constitué, à l'époque de notre récolte, par diverses espèces de *Ulothrix*, particulièrement *Ulothrix zonata*.

ALGUES DÉJÀ SIGNALÉES POUR LE LAC DE TOVEL

LARGAIOLLI (1905 et 1906) reconnaît sur les pierres immergées des rives et sur le fond du lac (30m de profondeur) un total de 54 espèces et variétés de Diatomées dont certaines figurent aussi dans la liste floristique que nous présentons ici. On doit encore à LARGAIOLLI (1907a) la première identification de l'algue responsable du phénomène de l'eau rouge, interprétée par cet auteur comme la var. *oculata* du *Glenodinium pulvisculus* Stein et dont la position systématique a été ensuite définie par MARCHESONI (1941) avec la création d'une nouvelle espèce appelée *Glenodinium sanguineum*. Toujours LARGAIOLLI (1907b) mentionne pour le plancton du lac *Zygnema stellinum* et *Ceratium hirundinella*.

Dans les différents domaines du lac (zone pélagique, zone littorale et zone profonde) BALDI (1941b) signale la présence de divers genres de Diatomées, de Cyanophycées, de Dinophycées, de Chlorophycées, de Zygothécées et de Charophycées, n'arrivant toutefois à la détermination spécifique que dans peu de cas : *Asterionella gracillima*, *Pediastrum boryanum*.

Les signalisations ultérieures suivantes concernent le phytoplancton du lac : *Synedra radians* (MARCHESONI, 1959), *Peridinium cinctum* (DODGE, 1970), *Lyngbya lagerheimii* et *Microcystis incerta* (TONOLLI, 1973).

Une liste de 44 espèces, variétés et formes, avec 15 taxons restés au niveau générique, est enfin rapportée par PAGANELLI et al. (1981) qui ont effectué toutes les récoltes dans la zone pélagique du lac.

LISTE FLORISTIQUE

Les algues benthiques du littoral du lac de Tovel sont représentées, dans notre liste floristique, par 65 espèces et variétés. Pour leur classification systématique en classes, ordres et genres, on a suivi en principe les critères et la nomenclature proposés par BOURRELLY (1970, 1972 et 1981) pour les algues d'eau douce; il n'a été fait exception, pour des raisons pratiques, que pour les genres *Aphanocapsa*, *Phormidium* et *Spirulina*, pour lesquels la nomenclature classique a été suivie. Pour la détermination spécifique on a principalement

suivi : GEITLER (1932), HUBER-PESTALOZZI (1938), DESIKACHARY (1959) et STARMACH (1966) pour les Cyanophycées; HUSTEDT (1930, 1959 et 1966), HUBER-PESTALOZZI (1942), VAN DER WERFF et HULS (1957-74), PATRICK et REIMER (1966 et 1975) pour les Bacillariophycées, dont les dénominations ont été données selon HUSTEDT (l. c.), sauf pour *Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun, l'ancien genre *Eucoconeis* Cleve n'étant plus reconnu; PHILOPOSE (1967), RAMANATHAN (1964), PRINTZ (1964), HUBER-PESTALOZZI (1961) et UHERKOVICH (1966) pour les Chlorophycées; WEST W., WEST G.S. et CARTER (1904-23), KOLKWITZ et KRIEGER (1944), TRANSEAU (1951), RANDHAWA (1959) et KRIEGER et GERLOFF (1965) pour les Zygothycées.

CYANOPHYCEAE

Chroococcales

- Aphanocapsa elachista* W. et G.S. West
- Aphanothece castagnei* (Bréb.) Rabh.
- Gloeocapsa alpina* (Näg.) em. Brand
- Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz.
- Gloeothece fusco-lutea* Næg.
- Merismopedia punctata* Meyen

Nostocales

- Calothrix gypsophila* (Kütz.) Bourr.
- (= *Dichothrix gypsophila* (Kütz.) Born. et Flah.)
- Calothrix parietina* Thuret (Pl. II, 5)
- Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. (Pl. II, 4)
- Oscillatoria sancta* (Kütz.) Gomont (Pl. II, 3)
- Schizothrix calcicola* (Ag.) Gomont
- Schizothrix heufleri* Grun.
- Schizothrix lacustris* A. Br.
- Schizothrix lardacea* (Ces.) Gomont
- Scytonema crustaceum* Ag.
- Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. (Pl. I, 4 et 5)
- Spirulina subtilissima* Kütz.

BACILLARIOPHYCEAE

Coscinodiscales

- Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. (Pl. I, 3)

Diatomales

- Diatoma hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Grun.

Achnanthes

- Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun

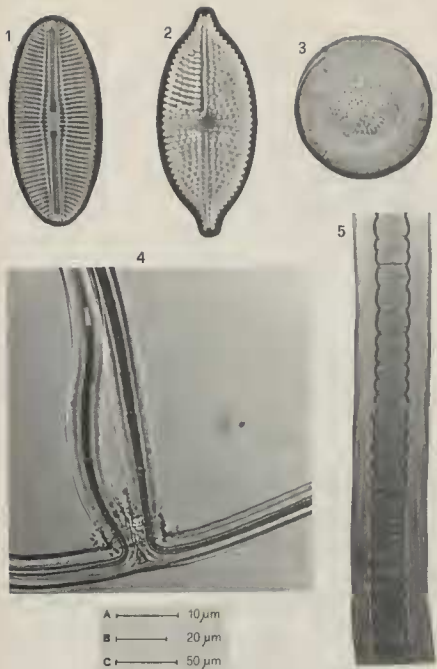


Planche I. — 1 : *Diploneis ovalis* var. *oblongella* (Näg.) Cleve (échelle A). 2 : *Navicula tuscula* (Ehr.) Grun. (éch. A). 3 : *Cyclotella comta* (Ehr.) Kutz. (éch. A). 4 : *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. : fausse ramification géminée (éch. C). 5 : *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. : détail d'un filament (éch. B).

Achnanthes minutissima Kütz.

Achnanthes trinodis Arnott

Naviculales

Caloneis silicula (Ehr.) Cleve

Caloneis silicula var. *truncatula* Grun.

Campylodiscus noricus var. *hibernica* (Ehr.) Grun.

Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.

Cymbella affinis Kütz.

Cymbella cistula (Hemprich) Grun.

Cymbella helvetica (Kütz.

Cymbella leptoceros (Ehr.) Grun.

Cymbella prostrata (Berk.) Cleve

Cymbella ventricosa Kütz.

Denticula tenuis Kütz.

Denticula tenuis var. *crassula* (Näg.) Hust.

Diploneis ovalis var. *oblongella* (Näg.) Cleve (Pl. 1, 1)

Fragilaria construens var. *binodis* (Ehr.) Grun.

Fragilaria pinnata Ehr.

Gomphonema acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Cleve

Gomphonema acuminatum var. *coronata* (Ehr.) W. Smith

Gomphonema angustatum (Kütz.) Rabh.

Navicula cryptocephala Kütz.

Navicula cuspidata Kütz.

Navicula dicephala (Ehr.) W. Smith

Navicula gracilis Ehr.

Navicula radiosa var. *tenella* (Bréb.) Grun.

Navicula tuscula (Ehr.) Grun. (Pl. 1, 2)

Navicula viridula Kütz.

Navicula vulpina Kütz.

Neldium iridis (Ehr.) Cleve

Nitzschia angustata var. *acuta* Grun.

Pinnularia divergens W. Smith

Pinnularia major Kütz.

Pinnularia viridis (Nitz.) Ehr.

CHLOROPHYCEAE

Volvocales

Eudorina elegans Ehr.

Chlorococcales

Pediastrum boryanum (Turpin) Menegh.

Scenedesmus quadricauda (Turpin) Bréb.

Ulothricales

Ulothrix tenerrima (Kütz.) Kütz.

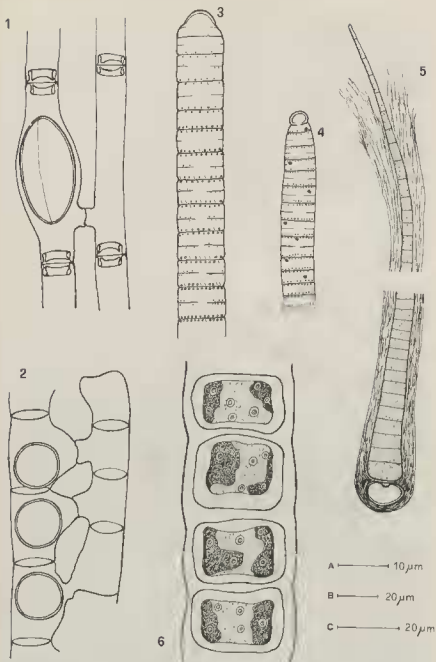


Planche II. — 1 : *Spirogyra inflata* (Vaucher) Kütz. (éch. B). 2 : *Zygnema leiospermum* De Bary (éch. B). 3 : *Oscillatoria sancta* (Kütz.) Gom. (éch. A). 4 : *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. (éch. A). 5 : *Calothrix parietina* Thuret (éch. A). 6 : *Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kütz. (éch. C).

Ulothrix tenuissima Kütz.

Ulothrix zonata (Weber et Mohr) Kütz (Pl. II, 6).

Oedogoniales

Oedogonium sp.

ZYGOPHYCEAL

Zygnemales

Mougeotia sp.

Spirogyra inflata (Vaucher) Kütz. (Pl. II, 1)

Zygnema leiospermum De Bary (Pl. II, 2).

Zygnema sp.

Desmidiales

Cosmarium binum Nordst.

Cosmarium botrytis Menegh.

Cosmarium subgranatum var. *borgei* Krieger et Gerloff

Cosmarium vexatum West

DISCUSSION DES RÉSULTATS

PEUPLEMENTS ÉPILITHIQUES ET ÉPIPHYTIQUES DE TYPE CROUTEUX

Les formations épilithiques de la zone eulittorale du lac de Tovel sont constituées en majeure partie par des Cyanophycées filamenteuses intimement associées entre elles : *Schizothrix lacustris*, *Scytonema myochrous*, *Calothrix* (*Dichothrix*) *gypsophila*, *Schizothrix lardacea*, *S. heusleri*, *S. calcicola*, *Scytonema crustaceum* et *Calothrix parietina*, en ordre d'abondance décroissant. S'y ajoutent des Cyanophycées coloniales moins importantes pour ce qui concerne la structure de ces formations, telles que *Gloeocapsa alpina*, *G. sanguinea*, *Gloeotheca fusco-lutea*, *Aphanocapsa elachista* et *Aphanothece castagnei*. Toutes ces espèces sont pourvues d'une gaine gélatineuse ou d'une gelée et donc en mesure de supporter les périodes de dessèchement causées par les oscillations saisonnières du niveau des eaux du lac. La présence de Diatomées (*Neidium iridis*, *Pinnularia viridis*, *Navicula cuspidata*, *Denticula tenuis*, *D. tenuis* var. *crassula*, *Achnanthes minutissima*, *Caloneis silicula*, *Cymbella cistula*, *C. ventricosa*, *Gomphonema angustatum*, etc.) est sporadique dans les formations étudiées et, étant donné l'importance négligeable de ces algues dans leur structure, il n'a pas été procédé à un inventaire systématique complet.

Les croûtes épilithiques immergées ne montrent pas une composition substantiellement différente, comme cela a déjà été observé dans une note précédente (DELL'UOMO et PEDROTTI, 1978), dans les divers morceaux du périmètre du lac, à l'exception de fluctuations légères et prévisibles de caractère aussi

bien qualitatif que quantitatif. La différence entre elles et les croûtes coriaces émergées, ces dernières étant observées exclusivement sur de gros rochers dans le golfe nord-oriental du lac, est surtout de caractère physiologique. L'analyse de leur composition floristique ne montre pas en effet de variations qualitatives qui puissent être appréciées; toutefois les quantités se rapportant à certaines espèces varient : *Schizothrix lacustris* prévaut plutôt nettement dans les croûtes spongieuses complètement immergées, tandis que les autres espèces de *Schizothrix* et *Scytonema crustaceum* sont plus abondantes dans les croûtes à sec; *Scytonema myochrous* et *Calothrix gypsophila*, au contraire, sont pour la plupart situées à un niveau intermédiaire, c'est-à-dire dans la bande léchée par l'eau et plus directement intéressée par le phénomène de l'humidification. Les croûtes complètement émergées ont été trouvées dans un état de déshydratation très avancé : elles avaient en effet un aspect lamelleux, une consistance coriace et les filaments de certaines algues étaient très détériorés.

La communauté croûteuse épilithique du littoral du lac de Tovel est donc formée presque exclusivement d'algues bleues avec une majorité de formes filamenteuses; elle peut être classée dans l'alliance *Cyanophycion epilithicum limnobenthicum* Symoens 1951.

Il s'agit d'une communauté manifestement pauvre en espèces mais qui sont cependant plutôt fréquentes dans les littoraux des lacs; une bonne partie d'entre elles figure, entre autre, dans les lacs alpins et de l'Allemagne septentrionale (KANN, 1958) et dans le lac «Maggiore» (KANN, 1963).

Toute la communauté épilithique du littoral du lac de Tovel manifeste aussi une ressemblance considérable avec la végétation algale des rochers des montagnes calcaires (GOLUBIC, 1967). Cette stupéfiante convergence entre les peuplements épilithiques dans des milieux apparemment si différents est due, ainsi que le fait observer KANN (1963), à l'alternance de conditions d'humidité et de sécheresse, à la nature du substrat et à la réaction de l'eau. Les Cyanophycées en effet, même compte tenu de leurs exigences écologiques multiformes, sont des organismes qui préfèrent en grande majorité un pH basique; en particulier, l'affinité des *Schizothrix* pour le substrat calcaire a été vérifiée expérimentalement par TROTET et al. (1973), qui ont constaté l'impossibilité du développement de ces algues si leur milieu de culture est privé de carbonate de calcium.

Les considérations qui viennent d'être faites permettent de se rendre encore mieux compte de la similitude qui existe, et qui a déjà été mise en évidence, entre la composition floristique des revêtements épilithiques immergés et de ceux qui étaient momentanément au sec sur les rives du lac de Tovel. Les oscillations saisonnières du niveau de l'eau et le phénomène plus fréquent de l'humidification présentent ici une importance considérable.

Certaines Cyanophycées trouvées dans le littoral du lac de Tovel (*Gloeocapsa alpina*, *G. sanguinea*, *Calothrix parietina* et *Scytonema myochrous*) apparaissent également dans les listes d'algues épilithiques de haute montagne fournies par MARCHESONI (1938 et 1939) pour le groupe du «Cevedale»; mais ici, l'affinité ne va pas au-delà, s'agissant de substrats d'une tout autre nature, c'est-à-dire de schistes cristallins quartzifères et grenatifères.

Dans la zone eulittorale du lac étudié, on n'observe pas cette nette zonation algale en bandes plus ou moins continues qui a été décrite pour le lac de Lucerne par BREHM et RUTTNER (1926), dans les lacs de «Caldonazzo» et de «Levico» par MARCHESONI (1950) et dans les lacs alpins et de l'Allemagne septentrionale par KANN (1958). Il manque en particulier une zone à *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* qui, dans les lacs cités, est à l'origine d'un domaine caractéristique de type filamenteux un peu au-dessous du niveau de l'eau. Les algues bleues observées sur les rives du lac de Tovel constituaient exclusivement des peuplements de type croûteux. On peut d'autre part rappeler avec MARCHESONI (1959) que les côtes de ce lac sont peu diversifiées, elles ne présentent par conséquent pas une variété de milieux permettant de déterminer une richesse comparable de situations biologiques.

Les peuplements épiphytiques croûteux sur les troncs immergés et à demi-immergés du bassin sud-occidental du lac (échantillons 24 et 27) sont constitués, malgré la diversité du substrat, de croûtes de composition floristique semblable à celle des croûtes épilithiques; par conséquent il n'est pas nécessaire de s'y arrêter plus longuement.

PEUPELEMENTS ÉPILITHIQUES DE TYPE FILAMENTEUX ET PETITS FLOCONS FLOTTANT PRÈS DES RIVES DANS LE BASSIN DU S-O

Le peuplement filamenteux, étendu, de couleur verte, installé sur les pierres du fond du bassin sud-occidental (échantillons 25 et 26) est constitué, ainsi que nous l'avons déjà dit, par diverses espèces d'*Ulothrix* et précisément *U. zonata*, de loin la plus abondante, *U. tenerima* et *U. tenuissima*.

Flottant parmi les troncs immergés et à demi-immergés de ce même bassin, quelques petits flocons ont été en outre trouvés et recueillis; ils sont formés eux aussi en grande partie par de longs filaments, ces filaments fixés à l'état jeune, se détachent du substrat au stade adulte et flottent en surface près de la rive, en englobant de nombreuses autres espèces : soit filamenteuses (*Phormidium autumnale*, *Oscillatoria sancta*, *Spirulina subtilissima*, *Oedogonium* sp., *Spirogyra inflata*, *Zygnema leiospERMum*, *Mougeotia* sp.), soit coloniales (*Aphanocapsa elachista*, *Aphanothece castagnei*, *Merismopedia punctata*, *Eudorina elegans*, *Pediastrum boryanum*, *Scenedesmus quadricauda*), soit unicellulaires (*Cosmarium binum*, *C. botrytis*, *C. vexatum*, *C. subgranatum* var. *borgei* et de nombreuses Diatomées).

Les Diatomées précisément, que l'on avait rencontrées de temps à autre dans les récoltes du benthos épilithique, se sont révélées particulièrement abondantes à l'intérieur de ces enchevêtrements filamenteux. Elles ont donc été utilisées pour certaines préparations spécifiques qui ont permis de reconnaître toutes les entités de *Bacillariophyceae* rapportées dans la liste floristique.

La présence dans le seul bassin du sud-ouest d'un vaste peuplement de Chlorophycées épilithiques filamenteuses et de petits flocons flottants, l'un et les autres constitués d'espèces appartenant en grande majorité aux niveaux d' α -mésosaprobie et de β -mésosaprobie du système des saprobies de KOLKWITZ et MARSSON

(1902, 1908 et 1909) complété par SLADECEK (1973), semble témoigner d'un trophisme plus élevé des eaux de ce bassin par rapport à celui du nord-est. La cause peut en être soit la pression anthropique plus forte s'exerçant depuis beaucoup d'années sur ce secteur du lac, qui autrefois présentait le phénomène spectaculaire de l'eau rouge; soit un enrichissement majeur, naturel, en sels nutritifs de ses eaux, le bassin du sud-ouest étant beaucoup plus petit que l'autre et n'atteignant que 4 m de profondeur.

Dans la liste des Diatomées présentées et qui ont été toutes trouvées dans le bassin du SO, il faut toutefois attirer l'attention aussi sur la présence de certaines espèces qui sont caractéristiques des eaux froides, bien oxygénées et peu minéralisées des petits lacs alpins de haute altitude, précisément : *Achnanthes flexella*, *Campylodiscus noricus* var. *hibernica*, *Denticula tenuis*, *D. tenuis* var. *crassula*, *Cymbella helvetica*, *Navicula radiosa* var. *tenella*, *Achnanthes trinodis* et *Pinnularia divergens*.

CONCLUSIONS

De ce qui a été précédemment exposé, on peut déduire les considérations suivantes.

1) Tout le long du littoral du lac de Tovel, dans la zone eulittorale, sont présents des peuplements épilithiques de type croûteux qui sont constitués presque exclusivement de Cyanophycées. Filamenteuses ou coloniales, elles sont toutes pourvues d'une gaine gélatineuse ou d'une gelée et en mesure, par conséquent, de supporter les périodes de dessèchement causées par les oscillations saisonnières du niveau des eaux.

2) Ces croûtes, développées sur les pierres et sur les cailloux du littoral, rarement sur la roche en place, ne montrent pas une composition substantiellement différente dans les divers endroits du périmètre du lac, à l'exception de fluctuations légères et prévisibles de caractère aussi bien qualitatif que quantitatif. La différence entre les croûtes immergées de type spongieux et celles coriaces en lieu sec (ces dernières étant rencontrées plus rarement), est de caractère plus physiologique que structural : en effet ce ne sont pas les espèces qui varient, mais leurs quantités relatives.

3) Les espèces qui participent à la formation de ces revêtements épilithiques (*Schizothrix lacustris*, *Scytonema myochrous*, *S. crustaceum*, *Calothrix gypsophila*, *C. parietina*, *Schizothrix lardacea*, *S. heufleri*, *Gloeocapsa alpina*, *G. sanguinea*, etc.) sont typiques de substrats et d'eaux calcaires et constituent une communauté qui se retrouve, avec certaines variations, soit sur le littoral d'autres lacs de l'Italie septentrionale et de l'Europe moyenne soit aussi sur les roches des hautes montagnes calcaires.

4) Dans la zone eulittorale du lac de Tovel, une nette zonation algale verticale n'est pas évidente; il manque en particulier une bande à *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* (Cyanophyceae) qui, dans d'autres lacs, donne origine à un

domaine caractéristique de type filamenteux (BREHM et RUTTNER, 1926; MARCHESONI, 1950; KANN, 1958).

5) Dans le bassin sud-occidental du lac, on a relevé une concentration majeure d'organismes par rapport au bassin du nord-est, avec des peuplements épilithiques même filamenteux dus à des Chlorophycées, avec des petits flocons flottant près des rives où, entre autre, ont été trouvées de nombreuses Diatomées.

6) L'étude de la composition floristique des peuplements des algues qui se trouvent dans la zone eulittorale du lac de Tovel n'a pas montré d'entités exceptionnelles : ce qui accentue encore plus la particularité de la présence dans ce lac d'un organisme - le *Glenodinium sanguineum* - qui n'est connu dans aucune autre partie du monde.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement ici M. le Professeur Bourrelly du Laboratoire de Cryprogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, auprès duquel un de nous (A. Dell'Uomo) a effectué la révision d'une partie des algues récoltées le long du littoral du lac de Tovel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARRIGHETTI, A. et SILIGARDI, M., 1977 — Indagini climatologiche e analisi idrobiologiche al Lago di Tovel (TN), campagna 1975-1976. *Esperienze e Ricerche* 6 : 273-371.
- ARRIGHETTI, A. et SILIGARDI, M., 1979 — Analisi idrobiologiche al Lago di Tovel (TN): campagna 1977-1978. *Esperienze e Ricerche* 5 : 5-69.
- BALDI, E., 1938 — Relazione preliminare sulle ricerche al Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat.* 19 (3) : 245-339.
- BALDI, E., 1939 — Ulteriori ricerche al Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat.* 20 (1-2) : 15-30.
- BALDI, E., 1941a — Sul ciclo del *Glenodinium sanguineum* March. *St. Trent. Sc. Nat.* 22 (2) : 89-95.
- BALDI, E., 1941b — Ricerche idrobiologiche sul Lago di Tovel. *Mem. Museo St. Nat. Ven. Trid.* 6 : 1-297.
- BIONDI, E., PEDROTTI, F. et TOMASI, G., 1981 — Relitti di antiche foreste sul fondo di alcuni laghi del Trentino. *St. Trent. Sc. Nat., Acta Biol.* 58 : 93-117.
- BOLOGNINI, N., 1877 — Salira alla Cima Roma. *Annuario Soc. Alpina Trent.* : 69-82.
- BOURRELLY, P., 1970 — Les algues d'eau douce. III. Les algues bleues et rouges. Ed. Boubée, Paris, 512 p.
- BOURRELLY, P., 1972 — Les algues d'eau douce. I. Les algues vertes (réimpression revue et augmentée). Ed. Boubée, Paris, 572 p.
- BOURRELLY, P., 1981 — Les algues d'eau douce. II. Les algues jaunes et brunes (réimpression revue et augmentée). Ed. Boubée, Paris, 517 p.
- BREHM, V. et RUTTNER, F., 1926 — Die Biozönosen der Lunzer Gewässer. *Int. Rev. ges. Hydrogr. u. Hydrobiol.* 16.

- DELL'UOMO, A. et PEDROTTI, F., 1978 — Saggio preliminare sul benthos algale litoraneo del Lago di Tovel (Trentino). *Giorn. Bot. Ital.* 112 (4) : 286-287.
- DESIKACHARY, T.V., 1959 — *Cyanophyta*. Indian Council. Agr. Res., New Delhi, 686 p.
- DODGE, J.D., 1970 — Report of limnological investigation of Lake Tovel (Trentino, N. Italy). *St. Trent. Sc. Nat., Sez. B* 47 (1) : 91-94.
- FRESHFIELD, D.W., 1875 — Italian Alps. Longmans Green, London.
- GAUTHIER-LIEVRE, L., 1965 — Zygnemacées africaines. *Nova Hedwigia* 20 : 1-210.
- GEITLER, L., 1932 — Cyanophyceae. *Rabenhorst Kryptogamenflora* 14 : 1-1196.
- CEROSA, V., 1961 — La natura chimica delle sostanze che provocano l'arrossamento del Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat.* 38 (3) : 173-181.
- GEROSA, V., 1966 — La natura chimica delle sostanze che provocano l'arrossamento del Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat., Sez. B* 43 (1) : 145-158.
- GEROSA, V., 1970 — La natura chimica delle sostanze che provocano l'arrossamento del Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat., Sez. B* 47 (2) : 3-28.
- GOLUBIC, S., 1967 — Algenvegetation der Felsen : eine ökologische Algenstudie im dinarischen Karstgebiet. *Die Binnengewässer* 23 : 1-183.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1938 — Blaualgen. Bakterien. Pilze. *Die Binnengewässer* 16 (1) : 1-342.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1942 — Diatomeen. *Die Binnengewässer* 16 (2.2) : 367-549.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1950 — Cryptophyceen, Chloromonaden, Peridineen. *Die Binnengewässer* 16 (3) : 1-310.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1961 — Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Volvocales. *Die Binnengewässer* 16 (5) : 1-744.
- HUSTEDT, F., 1930 — Bacillariophyta (Diatomeae). *Die Süßwasserflora Mitteleuropas* 10 : 1-466.
- HUSTEDT, F., 1959, 1966 — Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. *Rabenhorst Kryptogamenflora* 7 (2) : 1-845, 7 (3) : 1-816.
- KANN, E., 1958 — Der Algenaufwuchs in der eulitoral Zone alpiner norddeutscher Seen. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 13 : 311-319.
- KANN, E., 1963 — Ökologische Untersuchungen des eulitoral Algenaufwuchses im Lago Maggiore, Lago di Mergozzo und Lago d'Orta. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 16 : 153-187.
- KOLKWITZ, R. et KRIEGER, H., 1944 — Zygnemales. *Rabenhorst Kryptogamenflora* 13 (2) : 1-499.
- KRIEGER, W. et GERLOFF, J., 1962, 1965, 1969 — Die Gattung *Cosmarium*. 1 : 1-112, 2 : 113-240, 3-4 : 241-410. Ed. J. Cramer, Weinheim, Lehre.
- LARGAIOLLI, V., 1905 — Le Diatomee del Trentino. XIX e XX. Laghi di Malghetto e di Tovel (bacino del Noce). *Tridentum* 8 (2) : 73-79.
- LARGAIOLLI, V., 1906 — Le Diatomee del Trentino. Ancora i laghi di Lavarone e di Tovel. *Tridentum* 8 (8-9-10) : 384-386.
- LARGAIOLLI, V., 1907 a — La varietà *oculata* del *Glenodinium pulvisculus* (Ehr.) Stein. *La Nuova Notarisia* 18.
- LARGAIOLLI, V., 1907 b — Ricerche biolimnologiche sui laghi trentini. 4. Il Lago di Tovel (bacino del Noce). *Atti Accad. Scient. Ven. Trent. Ist.* 4 (1) : 1-7.
- LARGAIOLLI, V., 1930 — La colorazione rossa intermittente del Lago di Tovel. *XXV Annuario S.A.T. Trento* : 259-262.

- MARCHESONI, V., 1938 — Le alghe epilite del piano nivale del Cevedale. *Mem. R. Accad. Sc. Lett. Arti, Padova* 54, 23 p.
- MARCHESONI, V., 1939 — Le alghe epilittiche di alta montagna nel gruppo del Cevedale. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, n. s. 46 : 389-436.
- MARCHESONI, V., 1941 — Sulla posizione sistematica del *Glenodinium* determinante l'arrossamento del Lago di Tovel. *St. Trent. Sc. Nat.* 22 (1) : 11-18.
- MARCHESONI, V., 1950 — Ricerche idrobiologiche ai laghi di Caldonazzo e Levico. *Arch. Oceanogr. e Limnol.* 7 (1), 101 p.
- MARCHESONI, V., 1959 — La Val di Tovel e il «Lago rosso». *Natura Alpina* 10 (2) : 37-76.
- MERCIALI, G., 1930 — Sulla temperatura profonda, trasparenza e colorazione di alcuni laghi della Venezia Tridentina. *Boll. R. Soc. Geogr. Ital.* 7 (8-9) : 700-717.
- MERCIALI, G., 1935 — Note di limnologia trentina e di Alto Adige. I laghi di Tovel, Val durna e Anterselva. *Mem. Museo St. Nat. Ven. Trid.* 3 (2) : 287-318.
- PAGANELLI, A., TREVISAN, R., CORDELLA, P., MIOLA, A. et CAPPELLETTI, E.M., 1981 — Ricerche limnologiche sul Lago di Tovel (Trentino) ed ipotesi sul mancato arrossamento. *St. Trent. Sc. Nat., Acta Biol.* 58 : 393-424.
- PATRICK, R. et REIMER, C.W., 1966, 1975 — The Diatoms of the United States. *Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 13 (1) : 1-688, 13 (2.1) : 1-213.
- PHILIPSE, M.T., 1967 — Chlorococcales. Indian Counc. Agr. Res., New Delhi, 365 p.
- PRINTZ, H., 1964 — Die Chaetophorales der Binnengewässer. *Hydrobiol.* 24 : 1-376.
- RAMANATHAN, K.R., 1964 — Ulotrichales. Indian Counc. Agr. Res., New Delhi, 188 p.
- RANDHAWA, M.S., 1959 — Zygnemaceae. Indian Counc. Agr. Res., New Delhi, 478 p.
- SLADECEK, V., 1973 — System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol., Ergebn. Limnol.* 7 : 1-218.
- STARMARCH, K., 1966 — Cyanophyta-Sinice, Glaucophyta-Glaukofity. *Flora Slodkow. Polski* 2 : 1-807.
- TOMASI, G., 1962 — Origine, distribuzione, catasto e bibliografia dei laghi del Trentino. *St. Trent. Sc. Nat.* 39 (1-2) : 3-355.
- TONOLLI, L., 1973 — Ricerche sul Lago di Tovel. *Relaz. att. scient. Ist. Ital. Idrobiol. Pallanza*, anno 1972 30 : 18-19.
- TRANSEAU, E.N., 1951 — The Zygnemataceae. Ohio State Univ. Press, Columbus, 327 p.
- TROTET, G., DUPUY, P. et GROSSIN, F., 1973 — Étude écologique des Cyanophycées des parcs calcaires : cas particulier des abris. *Bull. Soc. bot. Fr.* 120 (9) : 407-434.
- UHERKOVICH, G., 1966 — Die *Scenedesmus* Arten Ungarns. *Akademiai Kiado, Budapest*, 173 p.
- VAN DER WERFF, A. et HULS, H., 1957-74 — Diatomeëenflora van Nederland. 1-10. De Hoeft, Nederland.
- VITTORI, A., 1969 — Rilevamenti ecologici relativi alle alterazioni della biocenosi lacustre del lago di Tovel (Trentino). *St. Trent. Sc. Nat., Sez. B* 46 (2) : 267-280.
- VITTORI, A., 1972 — Problemi biologici relativi al mancato arrossamento del Lago di Tovel. *Natura Alpina* 23 (3) : 108-113.
- VITTORI, A., 1973 — Rilevamenti idrobiocimici al Lago di Tovel durante la campagna 1971-1972. *Esperienze e Ricerche*, n. s. 3 : 233-246.
- WEST, W., WEST, G.S. et CARTER, N., 1904-23 — A monograph of the British *Desmidiaceae*. 1-5. The Ray Soc., London.